

ニホンナシ1年枝における冬季の糖代謝

(独)農業・食品産業技術総合研究機構果樹研究所 伊東明子

はじめに

永年性植物である落葉樹では秋季に炭水化物を十分蓄積し、その炭水化物を可溶性糖に変換することにより耐凍性を高めている。一方、秋季に樹体に蓄積された炭水化物は春の萌芽のエネルギー源でもあることから、その動態は休眠ステージの進行に伴い厳密に制御されていると考えられるが、その詳細は明らかでない。

そこで、われわれは、冬季の糖動態に及ぼす休眠と耐凍性の影響を明らかにすることを目的に研究を行った。ここでは、これまでに得られた知見について報告したい。

休眠とは

まず始めに、落葉樹の休眠について簡単に説明したい。

「休眠 (dormancy)」とは、植物が環境や生理的な要因により成長を休止しているように見える状態である。温帯地域の落葉樹では休眠は様式により3つの種類に区分される。環境要因が不適な時の休眠が「他発休眠 (ecodormancy)」, 植物体の芽以外の器官からの制御による成長抑制が「相関休眠 (paradormancy)」, そして芽自身の生理的要因による休眠が「自発休眠 (endodormancy)」である。「休眠」とは狭義には「自発休眠」のことを指す。自発休眠期間中の樹は、単に生育

を休止しているだけでなく、凍結や病気に対する防御態勢を強め、自らの身を守る万全の体制を整えている。

温帯地域の落葉樹では、春から夏のうちに芽が形成されるが、それが萌芽するのは翌春であり、その間「休眠」状態にある。芽が形成されてから秋頃までは成長に好適な環境であるが、それにもかかわらず成長が休止しているのは、芽が葉などの器官から何らかのシグナルを受け、相関休眠の状態にあるためである。相関休眠はしだいに自発休眠に移行する。自発休眠は短日あるいは低温、またはその両方によって誘導される (Horvath, 2009)。高馬 (1953) によれば、日本の落葉果樹の多くは8月頃から自発休眠に入っている。自発休眠は次第に深まり、落葉前に最深期に達する。そして、低温に一定時間遭遇することにより覚醒する。自発休眠が覚醒すると、植物の生育に好適な条件さえ整えばただちに萌芽がおこる。しかし自然界では、一般的に自発休眠が明けるのは厳寒期で、仮にそのまま成長を開始したとすると低温により枯死してしまう。そのため植物は、環境が成長に好適となる時期までそのまま成長を休止するが、この状態が他発休眠である。

自発休眠の覚醒に必要な低温時間は樹種や品種によって遺伝的に大きく異なる。休眠が寒冷期における自己防御であることを考えれば当た

り前であるが、一般的に冷涼（高緯度）な地域に生育する樹木は自発休眠覚醒に必要な低温時間が長く、より温暖（低緯度）地域に適応している樹木は低温要求時間が短い（Myking・Heide, 1995）。また仮に休眠覚醒に必要な低温時間が満たされないまま暖かくなってしまうと、樹はうまく成長を開始することができず、最悪の場合はそのまま枯死してしまう。そのため多くの場合、落葉果樹の栽培の南限は、その植物の自発休眠覚醒に必要なだけ低温期間が続くかどうかで決まってくる。最近では気候の温暖化に伴って西南暖地のニホンナシ園で春に萌芽がスムーズに進まない現象が特に暖冬年で顕在化してきており、休眠覚醒に必要な低温が不足しつつあるのではないかと危惧されている。

ニホンナシ「幸水」においては、自発休眠覚醒に必要な低温にどれだけ遭遇したかを示す指数であるDVI (DeVeloPmental Index) モデルが開発されており（杉浦・本條, 1997）、DVI=1.0未達は自発休眠覚醒における低温遭遇時間が不充足、1.0以上は充足であることを示す。またDVIの数値が高いほど低温に遭遇した時間が長いことを意味している。果樹研つくば植栽の「幸水」では、DVI=1.0となる時期は例年12月下旬ごろとなる。

自発休眠ステージの進行に伴う炭水化物代謝の変化

それでは、われわれの研究について紹介しよう。圃場植栽のニホンナシ「幸水」の成木を材料に、冬季の枝中の炭水化物動態を解析したところ、外観上は全く成長を止めているニホンナシ樹において非常に劇的な変化が認められた（Itoら, 2012）。

ここには2009-2010年にかけてのデータを

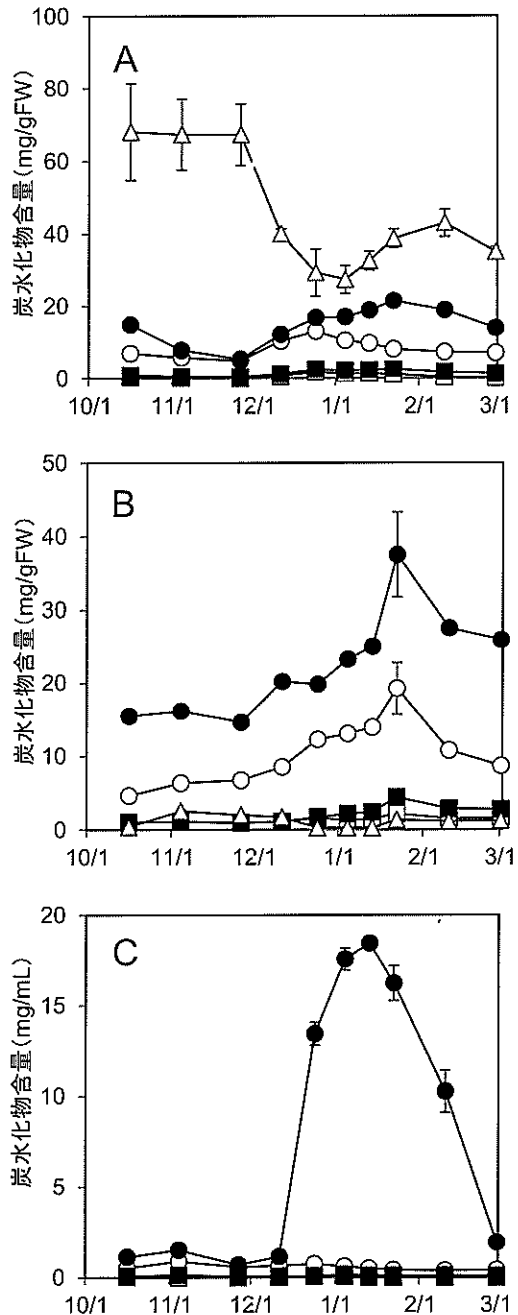


図-1 ニホンナシ「幸水」の枝 (A)、腋花芽 (B) および導管液 (C) におけるフラクトース (■)、グルコース (□)、ソルビトール (●)、スクロース (○) およびデンプン (△) 含量の季節変動 (3反復の平均 ± SE)。

示す。この年、DVI=1.0となったのは12月26日であった。まず始めにあらわれた変化は枝に貯蔵されたデンプン含量に関するもので、12月上旬頃から可溶性糖に分解されはじめ(図-1A), 腋花芽と枝に蓄積されていった(図-1A, B)。

その後12月下旬頃、ニホンナシをはじめとするバラ科植物での主要な転流糖であるソルビトールが枝の導管液において大きく増加した(図-1C)。それと同時に、ソルビトールを導管液へ積み出すソルビトールトランスポーター遺伝子(*PpSOT2*)の発現が枝において大きく上昇した(図-2A)。

さらに1月中下旬頃、ソルビトールを導管液から取り込むソルビトールトランスポーター遺

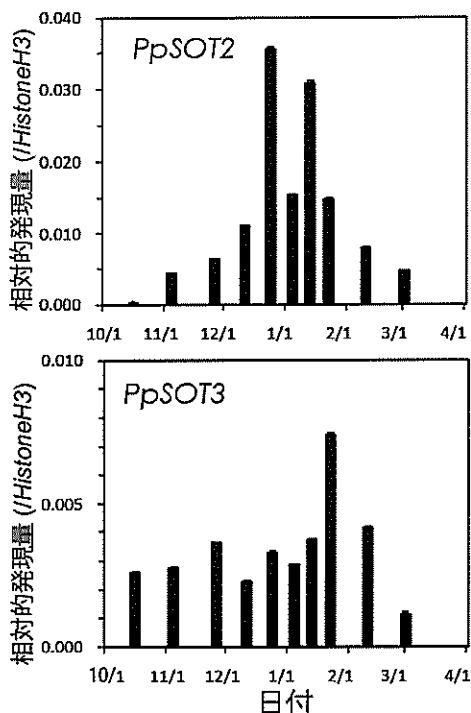


図-2 ニホンナシ「幸水」の枝における *PpSOT2* (A), および腋花芽における *PpSOT3* (B) の発現の季節変動 (3反復の平均±SE)。

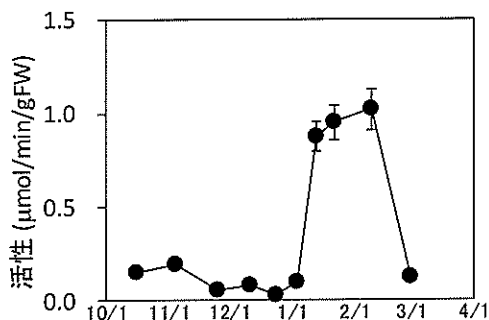


図-3 ニホンナシ「幸水」の腋花芽における NAD 依存型ソルビトール脱水素酵素活性の季節変動 (3反復の平均±SE)。

伝子 (*PpSOT3*) の発現が腋花芽において大きく上昇した(図-2B)。また、ソルビトールを異化(分解)する NAD 依存型ソルビトール脱水素酵素活性が腋花芽で大きく上昇した(図-3)。

以上の糖動態の変化を自発休眠進行ステージと照らし合わせて考察すると、冬季の「幸水」の枝および花芽の糖代謝には、(1) 枝のデンプンが糖に分解される11月下旬～12月中旬頃(自発休眠覚醒前)、(2) 枝から導管液に糖が急激に輸送される12月下旬頃(自発休眠覚醒期)、(3) 花芽における糖の取り込みと利用が増加する1月中下旬頃(自発休眠覚醒後)、の3つの特徴的なステージが存在することが明らかとなった。

自発休眠および耐凍性獲得の進行プロセスが導管液の糖含量に及ぼす影響

これらの炭水化物の季節変動は、自発休眠進行プロセスと強く連動しているように認められる。実際、最も顕著な変化である導管液ソルビトール含量については、4カ年間の解析により、大きな上昇時期が毎年度の自発休眠覚醒期に一致することが明らかとなった(図-4)。しかし一方、われわれの所属する果樹研は茨城県つく

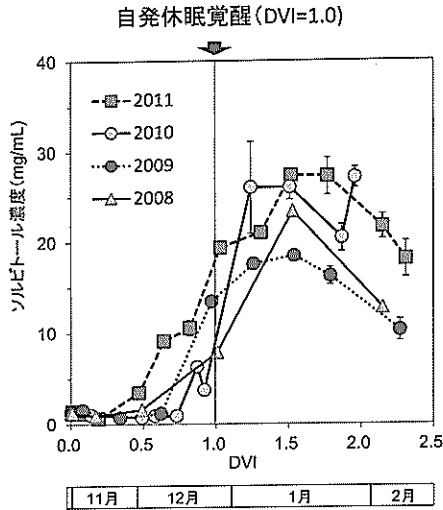


図-4 つくばの‘幸水’における導管液のソルビトール含量の年次変動(横軸(DVI)は、休眠覚醒に必要な低温の遭遇割合を示す指数)

ば市にあり、12月下旬頃はニホンナシの自発休眠覚醒期であるだけでなく、気温の低下により耐凍性が高まる時期でもある(本條・大村, 1987)。冬季の糖動態に及ぼす休眠と耐凍性の影響を明らかにするためには、それぞれの進行プロセスの影響を別々に評価する必要があり、圃場植栽樹を材料にした自然の環境条件下の検討だけでは不十分である。

一般に植物では、自発休眠の導入・覚醒プロセスは低温に反応して進行していくが、その進行度合いは温度帯によって異なる。‘幸水’に関しては、0℃から6℃の温度域であれば休眠進行に及ぼす効果は等しく、その気温に750時間遭遇することによって自発休眠が覚醒することが分かっている(杉浦・本條, 1997)。一方、植物は0℃と6℃では異なる低温反応性を示し、耐凍性獲得効果は、より低い温度でより大きい(Junttila・Kaurin 1990)。そこで、自発休眠進行の影響と耐凍性獲得の影響を別々に評価するため、ニホンナシ‘幸水’を6℃と0℃

に遭遇させたときの炭水化物動態を比較した。

DVI=0.35(11月末)まで露地の自然条件下にあった‘幸水’ポット樹に対し、6℃と0℃の温度処理を行った。処理1週間後(DVI=0.6)に導管液ソルビトール含量を比較すると、0℃処理の方が6℃処理の2.0倍程度高くなった(図-5)。この時点での6℃と0℃処理の差は、樹が獲得した耐凍性の差に起因すると考えられる。

一方、図-5および図-6に見られる通り、導

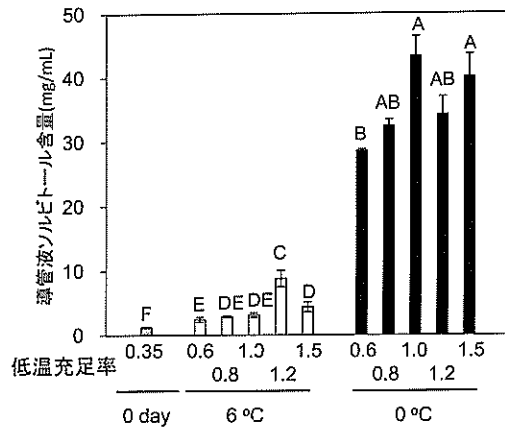


図-5 低温の温度帯(6℃または0℃)および遭遇時間が導管液転流糖含量に及ぼす影響(異文字間でLSD法により5%水準で有意差あり)

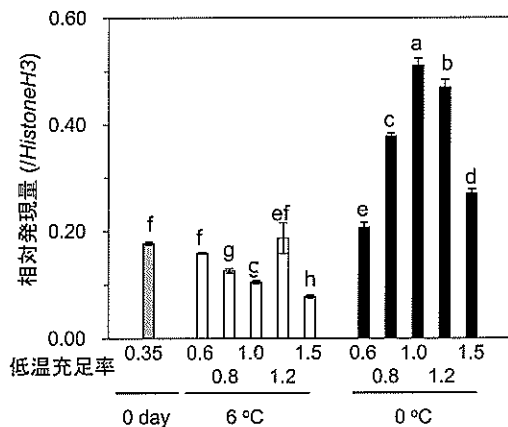


図-6 低温の温度帯(6℃または0℃)および遭遇時間が枝のPpSOT2発現量に及ぼす影響(異文字間でLSD法により5%水準で有意差あり)

管液のソルビトール含量および枝の *PpSOT2* 遺伝子の発現のいずれも自発休眠覚醒期にあたる DVI = 1.0 から 1.2 の時期に上昇が認められた。このことは、導管液ソルビトール含量は自発休眠覚醒にも連動して増加し、おそらく枝から導管へのソルビトールの積み出しもそれに関連して上昇していることを示している。

炭水化物の動態をより詳細に検討するため、枝組織におけるデンプンや可溶性糖の変化を調査した（以下の結論は「温度処理 (0°C vs 6°C)」と「DVI」を要因とした二元配置分散分析の結果から導き出されているが、スペースの関係もあり、ここではその結果のみを紹介する）。枝では、可溶性糖のソルビトールやスクロース含量は 0°C 処理で 6°C 処理よりも高くなった一方、デンプン含量は温度処理によって変化しないことが明らかとなった（図-7）。冬季、枝には（落

葉樹では当然ながら）葉はついておらず、枝に蓄積されていたデンプンの分解も認められなかったため、枝で増えた可溶性糖は樹体のどこか別の炭水化物プールから導管を通じて運搬されてきたものと考えるのが妥当である。

一方、枝の炭水化物含量の DVI に伴う変化を確認すると、0°C と 6°C のいずれの場合も、DVI=1.0 の時期に可溶性糖であるソルビトールとスクロースが増加し、デンプン含量が減少した。つまり、枝においては DVI=1.0 の時期に、デンプンから可溶性糖への分解が起こっているものと考えられる。

以上をまとめると、ニホンナシでは自発休眠覚醒に従い、(1) デンプンが枝でソルビトールに変換されるとともに、(2) 自発休眠覚醒期に枝において *PpSOT2* 活性が高まり、(3) 変換されたソルビトールが導管液中に搬出される。一方、0°C 近くの低温遭遇により、(1) 炭水化物貯蔵部位（太根、太枝など）から枝へ炭水化物がソルビトールの形態で導管を經由して輸送され、(2) 導管からソルビトールが枝に取り込まれ、(3) 取り込まれたソルビトールの一部がスクロースに変換されることにより、導管から枝へのソルビトール取り込みが維持される、と考えられる（Ito ら, 2013）。

導管液ソルビトールを指標とした自発休眠覚醒期判定法

先にも述べた通り、落葉樹は自発休眠覚醒のために一定量の低温に遭遇する必要があるが、近年、気候温暖化やそれに伴う天候不順により、秋から冬の気温が高温で推移することが多くなってきた。

ニホンナシ等果樹の栽培現場では、果実の成熟を早めて早期出荷をするため、気温の低い冬

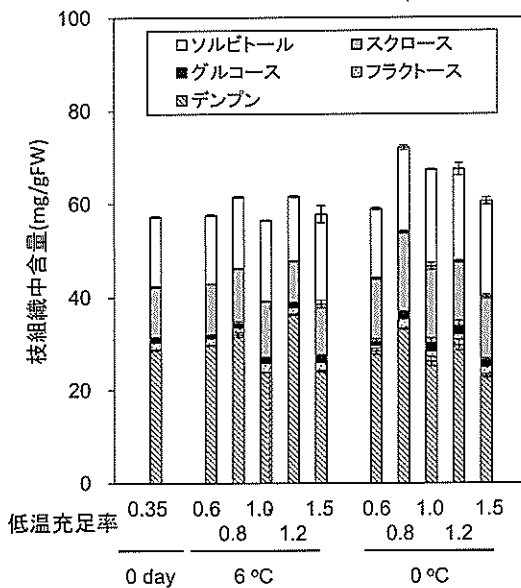


図-7 低温の温度帯（6°Cまたは0°C）および遭遇時間が枝の炭水化物含量に及ぼす影響（「温度」および「低温充足率」を2要因とする二元配置分散分析により要因「温度」のみ有意差あり（6°C < 0°C）。交互作用は有意差なし。）

から春にかけて樹体を被覆・加温する簡易被覆栽培が実施されている。収穫期を早めるためにはできるだけ早い時期から樹を被覆することが望ましいが、被覆開始時期が早すぎると休眠が十分覚醒しておらずその後の生育が不斉一となり、甚だしい場合は結実が確保できなくなるし、逆に被覆時期が遅くなると十分な収穫期促進効果が得られなくなる。気候が安定していれば『例年通り』に被覆を開始すれば良いが、近年の天候不順の条件下では毎年樹の休眠覚醒時期を判断して被覆を始めなければならない。農家において重要な問題であることから、休眠覚醒期を確実に判定する方法の開発が望まれている。

上にご紹介した通り、導管液の糖含量は自発休眠覚醒に伴って大きく上昇する。現在、導管液の糖含量を指標としてニホンナシの自発休眠覚醒期を判定できないか、検討を進めている。

休眠覚醒に伴って変動する生体成分は数多くあるが、導管液糖含量を指標とするメリットは、その簡便さにある。

ここで『導管液』としているものは、厳密には枝の細胞外液（アポプラスト液）である。しかしこの時期、細胞外液のほとんどが導管液であると考えられるため、ここでは細胞外液を導管液と表記している。細胞外液の採取方法は比較的簡単で、われわれは枝を採取して適当な長さに切断したのち遠沈管に立て、低速で遠心して底にたまった液を回収した。冬季の落葉期は枝の重量の7～10%程度の液が採取できる。この他、切断した枝を片方から加圧してもう一方の切断面から溢泌する液を回収したり、逆に片側を減圧して得られる液を回収したりしても良い。

また導管液ソルビトール含量の定量には液体クロマトグラフィーを用いたが、ここまで顕著

な含量変化であれば、より簡易な方法でも含有量の多少を推定できる。例えば、果実糖度の測定に用いられる Brix 計での測定値は、液体クロマトグラフィーで分別定量したソルビトール含量と高い正の相関を示した（データ略）。また一方、ソルビトールは還元力の高い糖であることから、酸化還元反应用滴定剤の一つである過マンガン酸カリウム（KMnO₄）溶液と混和すると、含量の多少に応じ、その色調が変化する。以上のような方法を用いれば、特別な機器を用いなくても、導管液の糖（特にソルビトール）含量増加時期を拮ごとに把握することができる。

しかし一方、上で述べた通り、冬季の導管液ソルビトール含量は、自発休眠覚醒のみの影響を受けるわけではないことから、導管液ソルビトール含量のみを指標とした自発休眠覚醒期判定法には確実性に疑問が残る。他方で、自発休眠覚醒期の判定が必要な地域は、低温遭遇の機会が少ない暖地が主であり、このような地域では、導管液ソルビトール含量への低温反応の寄与率が小さく、本法が適用できる可能性がある。今後これらの地域からサンプルを採取し、本法の適用可能性を検討していく予定である。また、これまでの検討過程で、導管液ソルビトール含量の最大値は、夏季に樹体に貯蔵した炭水化物量の多寡による影響をある程度受けることも明らかになっている。これらの条件を踏まえたと、今後、本法の適用可能性や適用条件を明らかにしていきたいと考えている。

引用文献

- Myking T, Heide O.M. 1995. Dormancy release and chilling requirement of buds of latitudinal ecotypes of *Betula pendula* and *B. pubescens*.

Tree Physiology 15, 697-704.

本條均, 大村三男. 1997. ニホンナシの耐凍性の季節変化. 農業気象. 43, 143-146.

Horvath D. 2009. Common mechanisms regulate flowering and dormancy. Plant Science 177, 523-531.

Ito A, Sakamoto D, Moriguchi T. 2012. Carbohydrate metabolism and its possible roles in endodormancy transition in Japanese pear. Sci. Hort. 144, 187-194.

Ito A, Sugiura T, Sakamoto D, Moriguchi T. 2013. Effects of dormancy progression and low temperature response on changes in the sorbitol

concentration in xylem sap of Japanese pear during winter season. Tree Physiol. 33, 398-408.

Junttila O, Kaurin A. 1990. Environmental control of cold acclimation in *Salix pentandra*. Scand. J. For. Res. 5, 195-204.

杉浦俊彦, 本條均. 1997. ニホンナシの自発休眠覚醒と温度の関係解明およびそのモデル化. 農業気象. 53, 285-290.

高馬進. 1953. 落葉果樹の自発休眠に関する研究. (I) 自発休眠の開始, 完了並びに自発休眠の深さについて. 信州大学農学部紀要. 3, 1-16.

豊かな稔りに貢献する 石原の水稲用除草剤

SU抵抗性雑草に優れた効果を発揮

非SU系水稲用初期除草剤

プレキープフロアブル

・湛水直播の播種前後にも使用可能!

長期間安定した効果を発揮

石原
ドウジガード

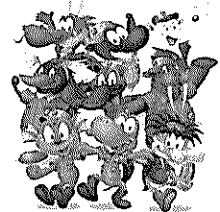
フロアブル/1キロ粒剤

- ・SU抵抗性雑草、難防除雑草にも優れた効果!
- ・クログワイの発根やランナー形成を抑制!
- ・田植同時処理が可能!

高葉齢のノビエに優れた効き目



フルセトスルフロン剤
ラインナップ



スガキチ 1キロ粒剤

ブルファース
1キロ粒剤・ジャンボ

ブルファース
1キロ粒剤

ブルインガ
1キロ粒剤

ナイスフル
1キロ粒剤

そのまま散布ができる

乾田直播専用

アスカマン
DF

ハードパーチ
DF

ISK 石原産業株式会社
〒550-0002 大阪市西区江戸堀1丁目3番15号

販売 ISK 石原バイオサイエンス株式会社
〒112-0004 東京都文京区後楽1丁目4番14号